http://www.icn.unal.edu.co/ Caldasia 33(2):349-366. 2011

ESTUDIOS MORFO-ANATÓMICOS DE GINECEO Y FRUTO EN ESPECIES DE *MENTHA* (LAMIACEAE) DE ARGENTINA

Morpho-anatomical study of gynoecium and fruit in *Mentha* (Lamiaceae) species from Argentina

Norma E. Bonzani
Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal y Facultad de Ciencias Químicas (UNC). C.C. 495. 5000. Córdoba, Argentina. nbonzani@imbiv.unc.edu.ar

Viviana S. Bravi
Departamento de Farmacia. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Nacional de Córdoba (UNC), Córdoba, Argentina. vbravi@fcq.unc.edu.ar

Gloria E. Barboza
Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal y Facultad de Ciencias Químicas (UNC). C.C. 495. 5000. Córdoba, Argentina. gbarboza@imbiv.unc.edu.ar

RESUMEN
Se realizaron estudios morfológicos y anatómicos de gineceo y fruto, utilizando microscopía óptica y electrónica de barrido, en especies de *Mentha* (sect. *Mentha* L.y sect. *Pulegium* (Mill.) Coss. & Germ.). Se registran por primera vez para el género algunas novedades sobre el gineceo, histología del nectario, microesculturas en el epicarpo, presencia de ceras epicuticulares en el hilo y la morfología de los cristaloides. Se establecieron cuatro tipos de microesculturas en núculas maduras. Los resultados son evaluados desde el punto de vista taxonómico para la delimitación de las especies. Además, se registra por primera vez mixocarpia en *M. citrata, M.* x *piperita* y *M. spicata* y se plantean algunas consideraciones sobre este fenómeno.

Palabras clave. Nectario, núculas, mixocarpia, ceras epicuticulares, *Mentheae.*

ABSTRACT
Morphological and anatomical studies on the gynoecium and fruit of *Mentha* species (sect. *Mentha* L. and sect. *Pulegium* (Mill.) Coss. & Germ.) from Argentina were done using optic and scanning electronic microscope. Some novelties on the gynoecium, nectary histology, microsculpture of the nutlets, epicuticular waxes in the hilum and the morphology of the crystalloids are reported for the first time for *Mentha*. Four types of microsculpture on the surface of the nutlets were established. The results are evaluated from a taxonomical point of view for species delimitation. In addition, myxocarpy is reported for *M. citrata, M.* x *piperita* and *M. spicata* for the first time and its occurrence is discussed.

Key words. Nectary, nutlets, myxocarpy, epicuticular waxes, *Mentheae.*

INTRODUCCIÓN

El género *Mentha* L. (fam. Lamiaceae, subfam. Nepetoideae, tribu Mentheae), originario de Europa y Asia, se halla naturalizado en América encontrándose en Argentina tres especies y dos híbridos (Bonzani *et al*. 2007). Estas especies pertenecientes a las sect. *Mentha* (*Mentha citrata* Ehrh., *M. spicata* L., *M.* x *piperita* L. y *M.* x *rotundifolia* (L.) Hudson y a la sect. *Pulegium*: *M. pulegium* L., son muy apreciadas por sus propiedades terapéuticas y por su alto contenido en aceites esenciales, se utilizan en preparaciones farmacéuticas y como fitoterápicos, además de ser expendidos en el comercio como medicamento herbolario. Por sus propiedades aromáticas y saporíferas su uso se extiende también a la repostería, licorería e industria de las golosinas (Bruneton 1991, Alonso 1998, 2004, Lawrence 2006).

De los estudios taxonómicos del género se destacan los trabajos de Harley (1972), Harley & Brighton (1977), Mabberley (1997) y Gober *et al*. (2002), reconociéndose hasta el momento 25 especies y varios híbridos (Harley & Brighton 1977). Estudios previos se han referido a la morfo-anatomía de los órganos aéreos (tallos, hojas) y a las estructuras secretoras de *Mentha*, fuentes de obtención de aceites esenciales (Clauss & Tyler 1968, Muñoz Centeno *et al*. 1998, Martins 2002, Martins & Martins 2003, Bonzani *et al*. 2007). Por su parte, las estructuras reproductivas, es decir ovario, nectario, fruto y órganos de dispersión (núculas) fueron descritas por Hedge (1970) y Cronquist (1981) para Lamiaceae en general.

Con respecto a la estructura anatómica del pericarpo se destacan los trabajos de Moon & Hong (2006), Duletiae-Lauševiaæ & Marin (1999) y Ryding (1992a,b, 1993, 1995, 2008) quienes, junto a otros géneros de Lamiaceae, analizan algunas especies de *Mentha*.

Desde el punto de vista exomorfológico, la presencia de ceras epicuticulares depositadas en el hilo sólo son mencionadas para otros taxones de Lamiaceae (Martín-Mosquero *et al.* 2004), mientras que el estudio de las microesculturas de la superficie de las núculas ha recibido más atención por su relevancia taxonómica (Salmaki *et al.* 2008, Marin *et al*. 1994, Martín-Mosquero *et al.* 2006a,b, Moon & Hong 2006). Por último, Bouman & Meeuse (1992) destacan la importancia de estos caracteres como estrategia de dispersión y hacen referencia, entre otros taxones, a *Mentha aquatica* L.

La mixocarpia, que consiste en la liberación de mucílago por las células del epicarpo de las núculas maduras en contacto con el agua, es otro aspecto interesante de Lamiaceae reportada en varios géneros, incluido *Mentha* (Witzthum 1978, Ryding 1992a, 2001, Duletiæ-Lauševiæ & Marin 1999, Fernández-Alonso *et al*. 2009).

A fin de continuar contribuyendo con el conocimiento del género, abordamos en esta oportunidad el estudio de las estructuras reproductivas con los siguientes objetivos: 1) conocer la estructura del gineceo abarcando un detallado estudio del nectario, 2) proveer una descripción de la morfo-anatomía de las núculas, incluyendo las microesculturas de su superficie, 3) describir la morfología de las ceras epicuticulares depositadas en el hilo, 4) comprobar la presencia de mixocarpia en núculas maduras, 5) evaluar el significado taxonómico de las variaciones observadas en tales caracteres.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se trabajó con materiales frescos y herborizados, todos provenientes de Argentina y depositados en el Herbario del Museo Botánico de Córdoba (CORD), Argentina. Las especies analizadas fueron: *M. citrata* Ehrh.: Prov. Córdoba, Dpto. Colón, Salsipuedes, 29

set 1996, *Ariza Espinar* 3420 y 3421; Prov. Córdoba, Dpto. Capital, Bower, 30 mar 2008, *Bonzani 118*.

M. spicata L.: Prov. Córdoba, Dpto. Colón, Salsipuedes, 17 ene 2000, *Bonzani 83*; Prov. Córdoba, Dpto. Capital, Barrio Urca, 15 feb 2000, *Bonzani 88*; Prov. San Juan, Dpto. Caucete, 21 dic 1980, *Hunziker & Subils* 23956.

M. pulegium L.: Prov. Córdoba, Dpto. Colón, Saldán, San Remo, 21 ene 2000, *Bonzani 86*; Prov. Buenos Aires, Partido J. Madariaga, Ruta 74 entre Gral. Madariaga y Las Armas, 21 ene 1973, *Di Fulvio 309*.

M. x piperita L.: Prov. Córdoba, Dpto. Colón, Saldán, Los Alazanes, 21 ene 2000, *Bonzani 84* y *Bonzani 88*; Prov. San Juan, Dpto. Chimbas, 6 ene 1961, *Ariza Espinar 1298*.

M. x rotundifolia (L.) Hudson: Prov. Córdoba, Dpto. Colón, Salsipuedes, 24 ene 2000, *Bonzani 87*; Prov. Córdoba, Dpto. Capital, Bower, 2 dic 2002, *Bonzani 93*; Prov. San Juan, Dpto. Chimbas, 7 ene 1960, *Ariza Espinar 666*.

Se realizaron preparados histológicos permanentes; el material fresco (ovario y núculas) fue fijado en FAA (formol, alcohol etílico y ácido acético, 3:1:1) al que se le aplicaron luego las técnicas de deshidratación e inclusión en parafina para la obtención de cortes microtómicos de 10 a 14 µm. Las tinciones fueron realizadas con azul brillante de cresilo, en solución acuosa al 0,05 % (Pérez *et al*. 2002), safranina alcohólica al 1% y fast-green alcohólico al 0,1% (Martín-Mosquero *et al*. 2004). Posteriormente, se procedió al montaje con bálsamo de Canadá (Johansen 1940, D'Ambrogio de Argüeso 1986). Para el estudio del pericarpo las núculas maduras fueron sumergidas 24 h en agua destilada y glicerol (90:10) antes de la aplicación de las técnicas clásicas histológicas.

Para el análisis del receptáculo se efectuó la diafanización del mismo desprovisto de antófilos estériles y estambres. El diafanizado se realizó con hipoclorito de sodio al 30 % y posterior lavado con agua destilada. Para seguir el recorrido de los haces vasculares se tiñó con safranina acuosa al 1%. El contenido de almidón del nectario se evidenció con solución de lugol (iodo-ioduro de potasio). Para describir la organización histológica del nectario se siguió la terminología propuesta por Nepi (2007).

Se empleó también el microscopio electrónico de barrido (MEB) para el análisis del gineceo y superficie de núculas maduras. Se aplicó la técnica de Gesterberger & Leins (1978), secado a punto crítico, montaje sobre discos de aluminio con cinta adhesiva doble faz y posterior baño de oro.

Para evidenciar la producción de mucílago en las núculas maduras se siguieron dos procedimientos: a) se prepararon cámaras húmedas montadas en placas de Petri, con papel de filtro embebido en agua destilada y mantenidas con luz a una temperatura de 25-27° C, siguiendo la técnica de Alburquerque & Andrade (1998); b) se sumergieron las núculas directamente en agua destilada en tubos Eppendorf de 1,5 ml por un tiempo máximo de 72 h. En ambos casos el mucílago fue puesto en evidencia con soluciones acuosas de azul de metileno al 0,05% y azul brillante de cresilo al 1%. El ancho del halo mucilaginoso se determinó por mediciones directas, expresadas en milímetros. Para tipificar la reacción de mixocarpia en las especies estudiadas se tomaron los parámetros propuestos por Duletiæ-Lauševiæ & Marin (1999), a saber: reacción fuerte (mayor de 0,5 mm), moderadamente fuerte (entre 0,1-0,5 mm), débil (menor a 0,1 mm) y muy débil (menor a 0,05 mm). Para definir las microesculturas de las núculas se tomaron en consideración los modelos de Barthlott (1981) y Barthlott *et al.* (1998).

Las ilustraciones se realizaron con fotomicroscopio Axiophot Zeiss (MO) y

Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) JEOL JSM 35 CF (LABMEM, Universidad Nacional de San Luis) y JEOL 5800 LV a 10 KV (UNNE, Corrientes).

RESULTADOS

Morfo-anatomía del gineceo. El ovario de *Mentha* es bicarpelar; cada carpelo se divide por un tabique incompleto en dos lóculos con sendos óvulos (Fig. 1 A, C, D). Una delgada porción de la base del ovario es indivisa (Fig. 1 A, B), pues la invaginación de la pared ovárica ocurre en las ¾ partes superiores (Fig. 1 C). Cerca de la base de los primordios seminales nace el estilo (Fig. 1 D); el estigma posee dos ramas estigmáticas desiguales sin papilas. En corte longitudinal por el receptáculo se observan los nudos de distinta longitud, ubicándose el ovario sobre un corto ginóforo (Fig. 1 A, D; Fig. 2 A). Alrededor del ginóforo y la base del ovario se ubica un nectario (Fig. 1 D; Fig. 2 A-C). En la flor en antesis la pared del ovario posee cinco capas de células indiferenciadas: epidermis externa, epidermis interna y tres estratos del mesofilo. La epidermis externa es unistrata, con células más o menos isodiamétricas, de paredes delgadas y convexas, en tanto que la epidermis interna, también unistrata, presenta células rectangulares de paredes deprimidas radialmente. El mesofilo posee células prismáticas que van disminuyendo de tamaño hacia el estrato más interno. En la epidermis de la porción apical de los carpelos se observan tricomas eglandulares en *M.* x *rotundifolia* y *M. citrata* (Fig. 3 B, C, F).

Morfología del nectario. El nectario es un anillo continuo (Fig. 1B, C), poco voluminoso, con un lóbulo ligeramente más desarrollado, opuesto al pétalo inferior de la corola; es de tonalidad verdosa, sin un límite definido con el resto del ovario y del ginóforo (Fig. 2 A, B; Fig. 3 A). Los estomas son más bien escasos y permanecen con las células oclusivas siempre abiertas. Ocupan áreas restringidas en el lóbulo más desarrollado del nectario (Fig. 3 D, E).

Histología del nectario. El tejido nectarífero, 1-5-estratificado, difiere del parénquima subnectarífero (Fig. 2 A, B). Presenta una epidermis unistrata con células isodiamétricas pequeñas, cutícula notoria y citoplasma denso. Los estomas (nectarostomas) poseen células oclusivas abiertas y semejantes en tamaño al resto de las células epidérmicas. El parénquima nectarífero consta de células alargadas radialmente y dispuestas en empalizada, con espacios intercelulares conspicuos subyacentes a los estomas. Las células secretoras presentan citoplasma denso, granuloso, con núcleos y vacuolas pequeñas (Fig. 2 C). El parénquima subnectarífero consta de células redondeadas de contenido claro con abundantes cristales y granos de almidón. Los hacecillos de conducción no ingresan al tejido secretor (Fig. 2 B).

Características del fruto. El fruto es tetranuculado que, a la madurez, se divide en cuatro mericarpios monospermos e indehiscentes; excepcionalmente maduran las cuatro núculas, observándose con frecuencia sólo 1-3 por fruto. Las núculas son los órganos de dispersión.

Morfología de las núculas. Las núculas son pequeñas, variando entre 0,90-0,70 x 0,70-0,45 mm, de simetría dorsiventral, más o menos trígonas, entre aovada-ovadas, con base aguda y ápice redondeado (Fig. 4). En todos los casos el hilo está localizado en la base de la núcula. En la cara ventral presenta una pequeña cresta que abarca hasta 1/4 de la núcula, dividiéndola en dos depresiones sub-hemisféricas (Fig. 4 B, D, F, G, J); hacia la cara dorsal el hilo tiene forma subtriangular (Fig. 4 A, C, E, H, I). El límite del hilo es muy marcado en *M.* x *piperita* (Fig. 4 A, B; Fig. 5 J), *M.* x *rotundifolia* (Fig. 4 C, D) y *M. spicata* (Fig. 4 E), donde las células limitantes forman un reborde notorio (Fig. 5 H); en cambio, este límite es difuso en

M. citrata (Fig. 4 G; Fig. 5 M) y *M. pulegium* (Fig. 4 I, J); en esta última especie las células limitantes presentan notables estriaciones cuticulares concéntricas (Fig. 5 E).

El color de las núculas varía entre las especies, siendo pardo-claro brillante en *M. citrata* y *M. pulegium*, castaño brillante en *M.* x *piperita* y *M.* x *rotundifolia* y castaño-rojizo en *M. spicata.*

La superficie del hilo está revestida completamente por ceras epicuticulares (Fig. 6 A-E), que le confieren color blanquecino.

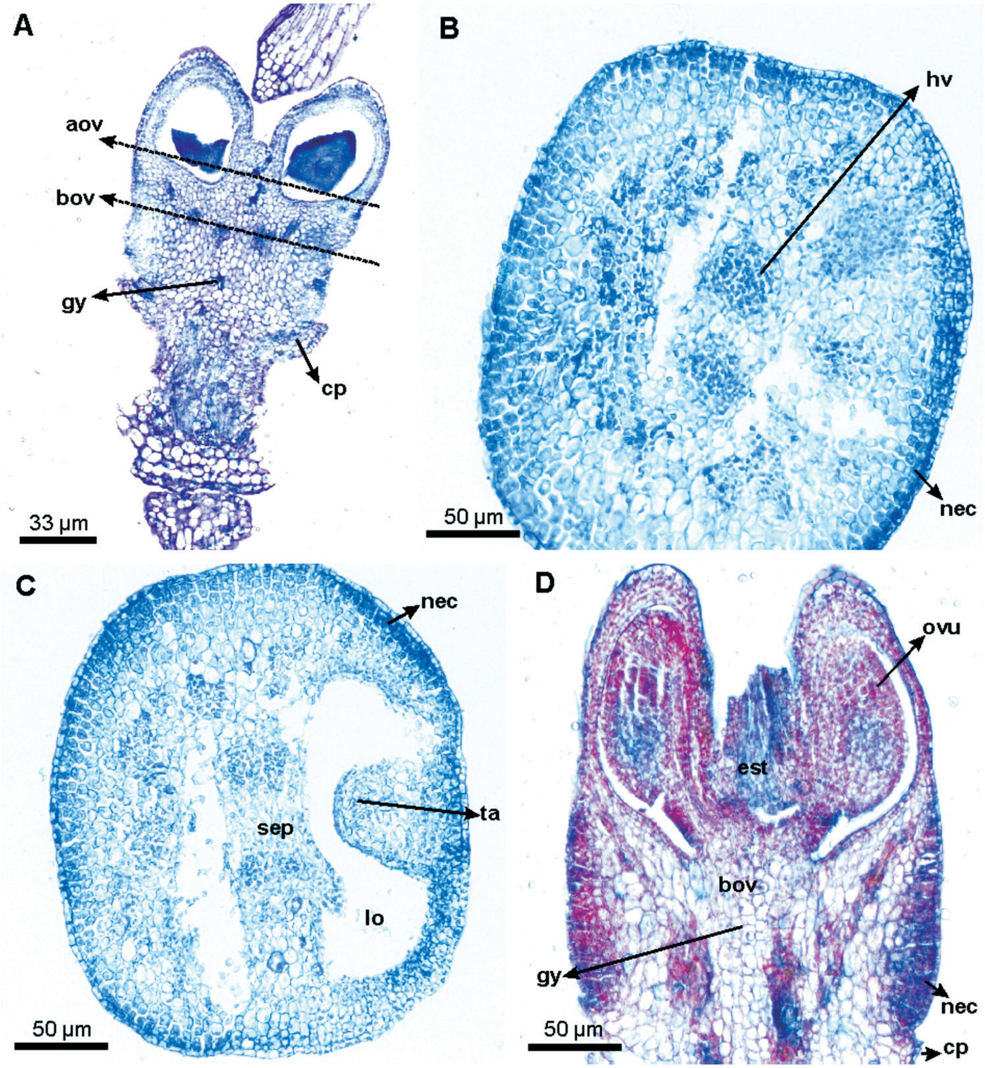

Figura 1. Gineceo y nectario (MO). A. *M. pulegium* (Bonzani 86), B, C, D. *M. citrata* (Bonzani 118). A. Receptáculo y gineceo (c/l), B. Región basal del ovario (c/t), C. Región apical del ovario (c/t), D. Gineceo (c/l). Abreviaturas. aov: región apical del ovario, bov: región basal del ovario, c/l: corte longitudinal, cp: cicatriz del perianto, c/t: corte transversal, est: estilo, gy: ginóforo, hv: hacecillo vascular, lo: lóbulo, nec: nectario, ovu: óvulo, sep: septo, ta: tabique carpelar.

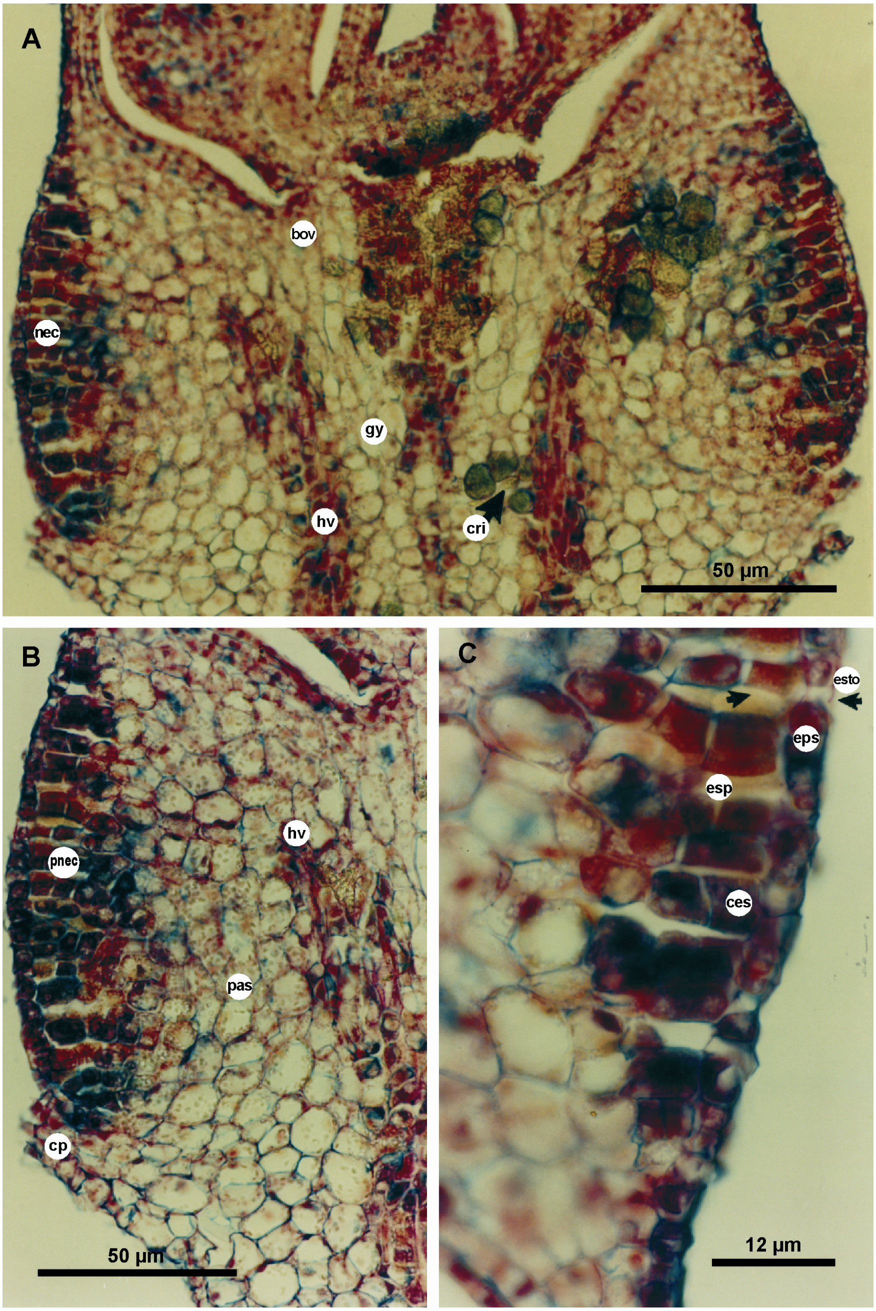

Figura 2. Posición e histología del nectario (MO). A, B, C. *M. citrata* (Ariza Espinar 3420) A. Ubicación del nectario, B. Diferenciación histológica entre el parénquima nectarífero y subnectarífero, C. Detalle del parénquima nectarífero. Abreviaturas. bov: región basal del ovario, ces: células secretoras, cp: cicatriz del perianto, cri: cristales, eps: epidermis secretora, esp: espacio intercelular, esto: estoma, gy: ginóforo, hv: hacecillo vascular, nec: nectario, pas: parénquima subnectarífero, pnec: parénquima nectarífero.

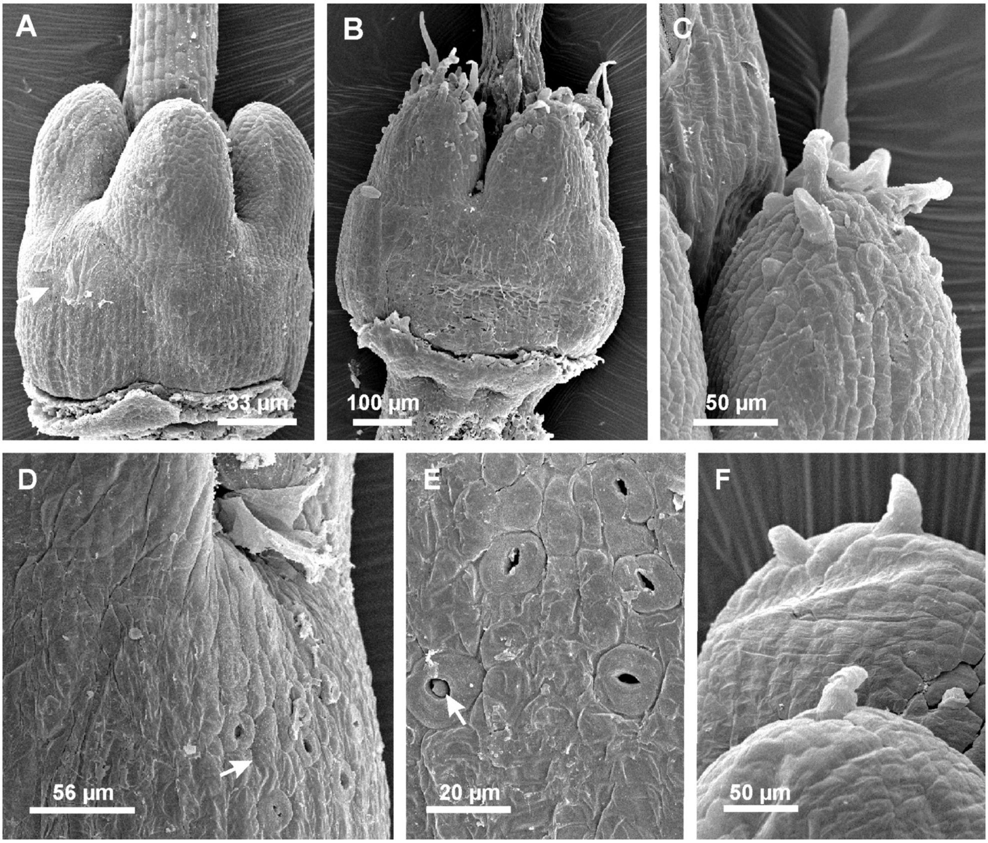

Figura 3. Gineceo y nectario (MEB). A. *M. spicata* (Bonzani 88), B, C. *M.* x *rotundofolia* (Bonzani 87), D, E. *M.* x *piperita* (Bonzani 84), F. *M. citrata* (Bonzani 118). A. Vista general de gineceo y nectario (flecha), B. Extremo apical del ovario con tricomas eglandulares, C. Detalle de tricomas eglandulares uni-pluricelulares, D. Área del lóbulo nectarífero con nectarostomas (flecha), E. Detalle de nectarostomas, F. Extremo apical del ovario con tricomas eglandulares.

Superficie de las núculas (MEB). De acuerdo con Barthlott (1981) y Barthlott *et al.* (1998), la superficie epidérmica de las núculas responde a diferentes patrones de microesculturas: primarias, secundarias y terciarias. La microescultura primaria está dada por el contorno de las células, características de las paredes anticlinales (rectas, onduladas o sinuosas) y la curvatura de la pared periclinal externa (plana, cóncava o convexa). La microescultura secundaria depende del relieve de las paredes anticlinales, la presencia o ausencia de estriaciones cuticulares y el engrosamiento secundario de las paredes anticlinales y periclinales; por último, las ceras epicuticulares determinan la microescultura terciaria.

Las microesculturas primarias y secundarias observadas en este trabajo responden a los siguientes tipos:

Tipo 1.- Reticulado-areolado: presenta una superficie homogénea, con todas las células poliédricas, paredes anticlinales rectas, altas y anchas que determinan aréolas bien definidas, similar a un panal de abejas. La pared periclinal cóncava, posee débiles estriaciones cuticulares paralelas y bifurcadas. Este patrón está presente en *M.* x *rotundifolia* (Fig. 5 A, B).

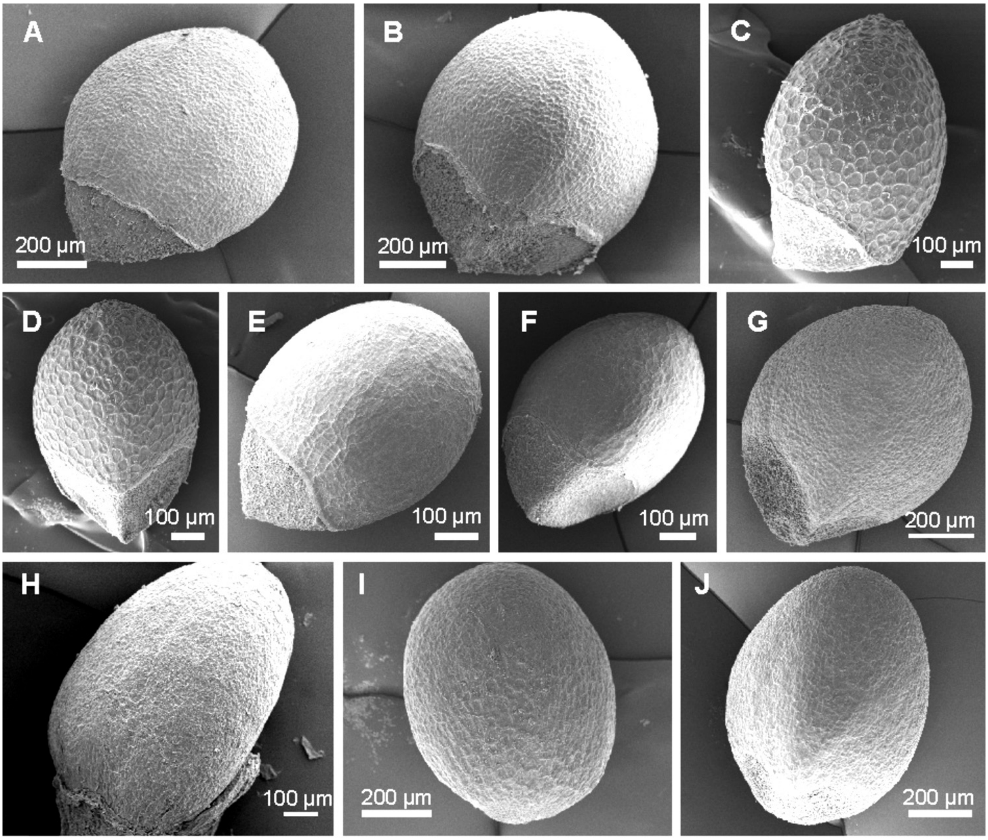

Figura 4. Morfología de las núculas (MEB). A, B. *M.* x *piperita* (Bonzani 84), C, D. *M.* x *rotundifolia* (Bonzani 87), E, F. *M. spicata* (Bonzani 83)*,* G, H. *M. citrata* (Bonzani 118), I, J. *M. pulegium* (Bonzani 86). A, C, E, H, I. Superficie dorsal, B, D, F, G, J. Superficie ventral.

Tipo 2.- Reticulado redondeado-radiado: de superficie homogénea, con todas las células isodiamétricas, netamente redondeadas, con paredes anticlinales curvadas, anchas y levemente sobreelevadas. La pared periclinal es irregularmente cóncava, debido a las estriaciones cuticulares radiales que convergen hacia el centro; este tipo se observa en *M. pulegium* (Fig. 5 C, D).

Tipo 3.- Estriado: caracterizado por una superficie heterogénea con células sub-triangulares entremezcladas con sub-cuadrangulares. Dentro de este tipo se observan dos variantes. En *M. spicata* (Fig. 5 F, G) las paredes anticlinales están resaltadas por la presencia de cordones cuticulares mientras que la pared periclinal es regularmente cóncava o deprimida, con estriaciones paralelas o bifurcadas; a esta variación la denominamos **Estriado-acordonado**. En *M.* x *piperita* (Fig. 5 I) los cordones cuticulares no son muy notorios en todas las paredes anticlinales, mientras que la pared periclinal es irregularmente cóncava-convexa, de aspecto abollonado o rugoso, con estrías cuticulares paralelas entre sí; en este caso la denominamos **Estriado-abollonado**.

Tipo 4.- Estriado-papilado: de superficie homogénea, con predominio de células cuadrangulares, paredes anticlinales rectas y muy marcadas por la presencia de estrías

paralelas notorias formando cordones. La pared periclinal, irregularmente cóncava-convexa, presenta estrías cuticulares paralelas y/o concéntricas (Fig. 5 K), a menudo interrumpidas por micropapilas (Fig. 5 L). Este tipo fue observado en *M. citrata.*

La microescultura terciaria está representada por las ceras epicuticulares en forma de cristaloide (Fig. 6 A-E), observadas solamente en las superficies abaxial y adaxial del hilo. Se diferencian varios tipos estructurales de cristaloides, tales como gránulos esféricos, sub-

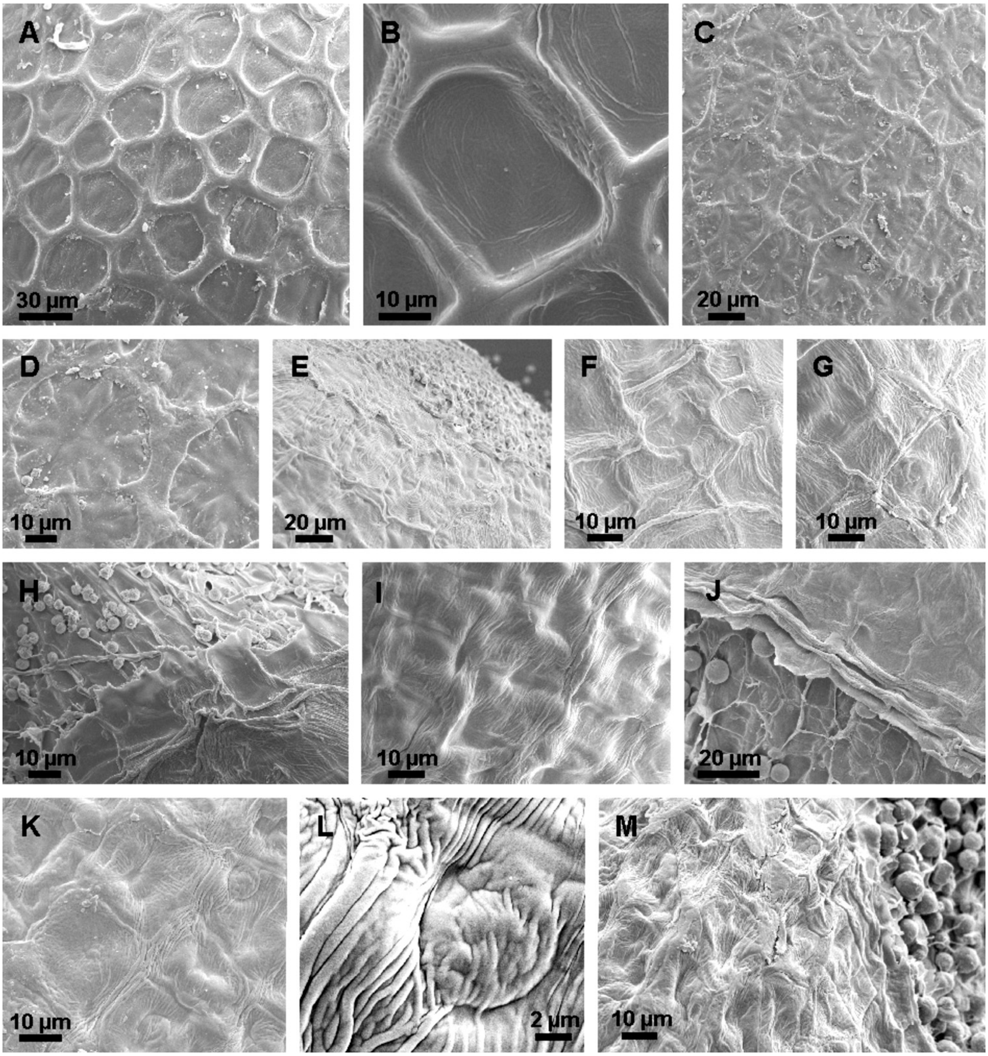

Figura 5. Microesculturas de las núculas (MEB). A, B. *M.* x *rotundifolia* (Bonzani 87)*,* C, D, E. *M. pulegium* (Bonzani 86), F, G, H. *M. spicata* (Bonzani 88), I, J. *M.* x *piperita* (Bonzani 88), K, L, M. *M. citrata* (Ariza Espinar 3421). A. Tipo reticulado areolado, B. Aréolas poligonales, C. Tipo redondeado radiado, D. Estrías cuticulares radiales notables, E. Células con estrías cuticulares concéntricas, F, G. Tipo estriado-acordonado, H, J. Límite marcado entre superficie ventral e hilo, I. Tipo estriado abollonado, K. Tipo estriado papilado; L Micropapila con estrías paralelas, M. Límite difuso entre superficie ventral e hilo.

esféricos y cristaloides cúbicos y filamentosos. Gránulos esféricos con superficie foraminada sólo se observan en *M. pulegium* (Fig. 6 A); gránulos esféricos con superficie finamente granulada en *M. citrata* (Fig. 6 B), *M.* x *piperita* (Fig. 6 C) *y M.* x *rotundifolia* (Fig. 6 D); gránulos esféricos y sub-esféricos con superficie tuberculada en *M. spicata* (Fig. 6 F, G). Los cristaloides filamentosos (Fig. 6 B) y cúbicos (Fig. 6 E) son escasos y se mezclan con los cristaloides esféricos. Los filamentosos se observan en todas las especies mientras que los cúbicos están presentes en *M. citrata*, *M.* x *rotundifolia* y *M. spicata.*

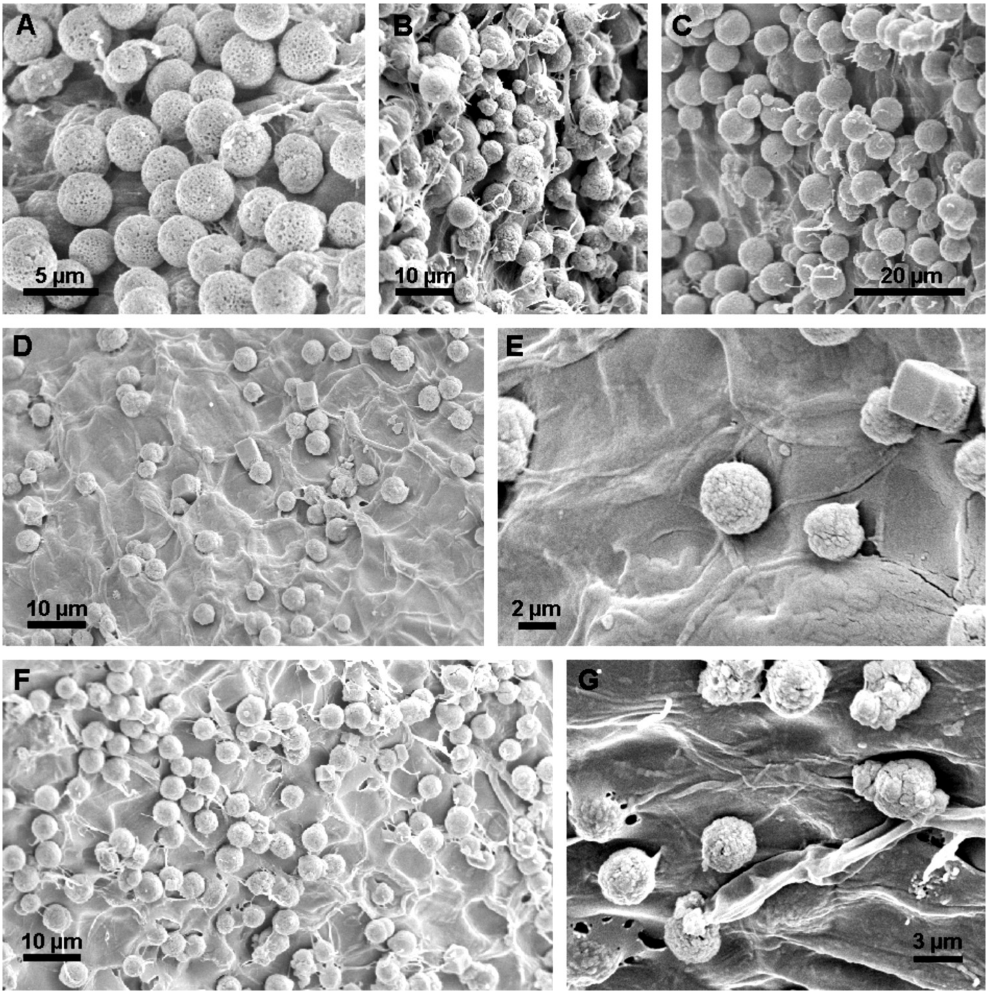

Figura 6. Morfología de los cristaloides (ceras epicuticulares) MEB. A. *M. pulegium* (, B. *M. citrata,* C. *M*. x *piperita*, D, E. *M*. x *rotundofolia*, F, G. *M. spicata*. A. Gránulos esféricos con superficie foraminada y cristaloides filamentosos, B. Gránulos esféricos con superficie granulada y numerosos cristaloides filamentosos, C. Gránulos esféricos con superficie granulada, D. Gránulos esféricos con superficie granulada y cristaloides cúbicos, E. Detalle de cristaloides cúbicos, F. Gránulos esféricos y cristaloides filamentosos, G. Detalle de gránulos esféricos y sub-esféricos con superficie tuberculada.

Ontogenia del fruto. Durante el desarrollo del fruto, en la pared del ovario (Fig. 7 A) ocurren modificaciones relacionadas con el contenido celular y el grosor de las paredes celulares mientras que el número de estratos permanece constante.

La epidermis externa del ovario es la que más se modifica; las células aumentan paulatinamente su volumen a la par que el aumento del grosor en las paredes anticlinales y periclinales también es progresivo. El contenido celular se observa intensamente teñido. Los estratos parenquimáticos subyacentes se comprimen radialmente mientras que las paredes del estrato más interno del mesocarpio comienzan a engrosarse. La epidemis interna permanece sin modificaciones.

Cuando el fruto alcanza su madurez el pericarpo presenta cinco capas celulares (Fig. 7 B) que corresponden a tres regiones bien diferenciadas: a) el epicarpo, uniestrato, con células rectangulares mucilaginosas grandes de paredes anticlinales y periclinales internas engrosadas; usualmente la pared tangencial externa es convexa y está cubierta por una gruesa cutícula (Fig. 7 B, E); b) el mesocarpio,

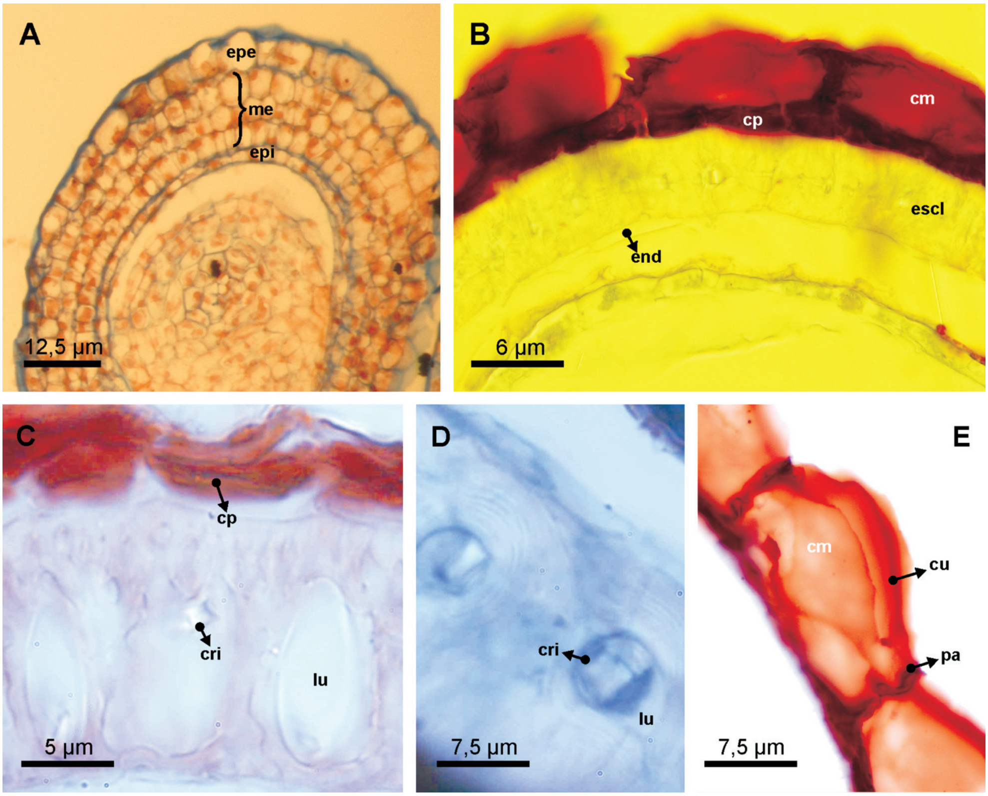

Figura 7. Ontogenia del fruto. A. *M.* x *piperita,* B, C. *M. x rotundifolia*, D. *M. citrata*, E. *M. spicata.* A. Pared ovárica con 5 estratos celulares (c/t), B. Pericarpo con células mucilaginosas y parenquimáticas (c/t), C. Estratos parenquimáticos y esclerenquimático con lumen ovoideo, D. Células escleránquimáticas con lumen circular y cristales cúbicos (flecha), E. células mucilaginosas con pared anticlinal con crecimiento secundario (flecha). Abreviaturas. cm: células mucilaginosas, cp: células parenquimáticas, cri: cristales, cu: cutícula, epe: epidermis externa, epi: epidermis interna, escl: esclerénquima, lu: lumen, me: mesofilo, pa: pared secundaria.

con tres estratos: los dos más externos, parenquimáticos, fuertemente teñidos y compactos en *M.* x *rotundifolia* (Fig. 7 B), *M. spicata* y *M. pulegium*. En *M. x piperita* y *M. citrata* las células denotan contenidos ligeramente más claros y se disponen laxamente (Fig. 7 C). El tercer estrato mesocárpico, muy desarrollado y esclerenquimático, alcanza aproximadamente el 50 % del total del grosor del pericarpo y está constituido por esclereidas con paredes fuertemente lignificadas, alargadas y en empalizada (Fig. 7 B-D); el interior del lumen de las células del esclerénquima está ocupado por cristales cúbicos; la forma del lumen varía siendo anchamente elíptica-obovada en *M. x piperita* y *M. citrata* (Fig. 7 C); angostamente elíptica en *M. pulegium* y estrechamente circular en *M.* x *rotundifolia* (Fig. 7 D) y *M. spicata*; c) el endocarpio, poco visible, está formado por una fina capa de células rectangulares y de paredes delgadas (Fig. 7 B).

Mixocarpia. Este fenómeno se evidenció cuando las núculas se humedecieron y las células mucilaginosas se hincharon paulatinamente (Fig. 8 A); al agotar su elasticidad la cutícula se rompe (Fig. 8 B) y las células epicárpicas liberan el mucílago, determinando un halo alrededor de las núculas. El halo formado puede ser continuo o discontinuo, transparente, con escaso desarrollo de fibrillas y de distinto grosor según las especies. Es continuo en *M.* x *piperita* (Fig. 8 E), *M. pulegium* (Fig. 8 D), *M.* x *rotundifolia* (Fig. 8 B) y *M. citrata* (Fig. 8 C) y sólo en *M. spicata* (Fig. 8 F) es discontinuo. El ancho del halo varía en las distintas especies; así, los valores promedios fueron: *M. pulegium* (0,47- 0,53 mm); *M.* x *rotundifolia* (0,44 - 0,5 mm); *M.* x *piperita* (0,47- 0,52 mm); *M. citrata* (0,48 - 0,52 mm) y *M. spicata* (0,09 - 0,18 mm).

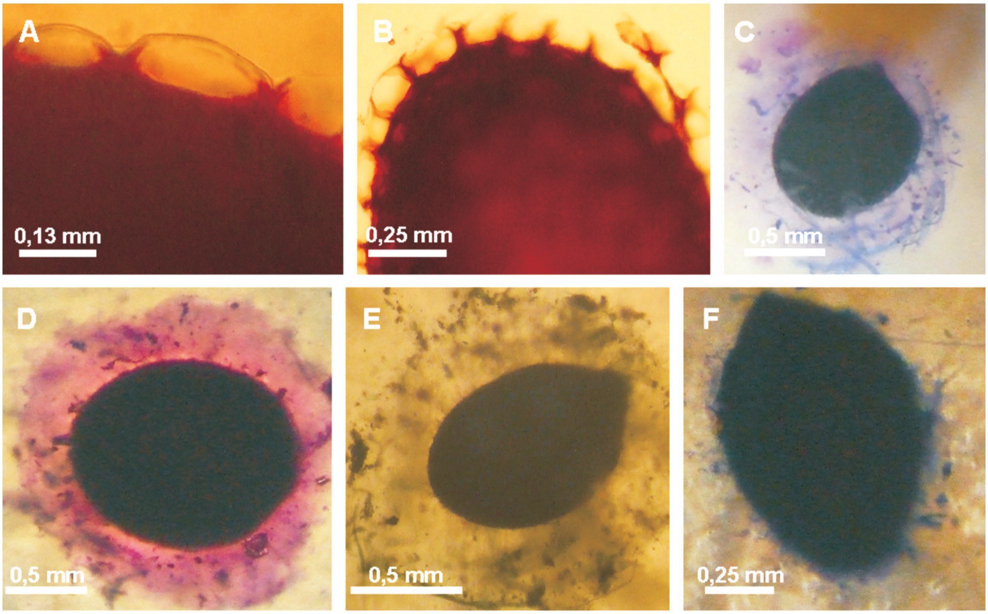

Figura 8. Mixocarpia (reacción de mucílago). A, F. *M. spicata*, B. *M.* x *rotundifolia*, C. *M. citrata*, D. *M. pulegium*, E. *M.* x *piperita*. A. Primera etapa de la reacción con células hinchadas, B. Segunda etapa de la reacción (células con rotura de sus paredes), C, D, E. Reacción fuerte con halo continuo, F. Reacción débil con halo discontinuo.

DISCUSIÓN

Gineceo. En su estructura básica el gineceo de *Mentha* concuerda con el de otras Lamiaceae (Cronquist, 1981). El ovario se divide en su porción distal en cuatro lóbulos, siendo indiviso en la zona proximal. El estilo se origina en una posición intermedia del ovario, apenas por arriba del nacimiento de los tabiques carpelares. Cronquist (1981) define esta morfología como estilo no ginobásico oponiéndolo al estilo ginobásico, término que aplica cuando éste nace en la base indivisa del ovario. A nuestro juicio, corresponde llamarlo estilo mesógino, término propuesto por Di Fulvio (1973) al describir una morfología idéntica a ésta en *Nothoscordum* Kunth y *Allium* L., o bien, estilo intermedio, término aplicado por varios autores para Lamiaceae (Rudall 1981, Press 1982, Owens & Ubera-Jiménez 1992). Así, Lamiaceae posee representantes con estilos ginobásicos (Huck 1992, Owens & Ubera-Jiménez 1992), mesóginos o intermedios (Rudall 1981, Press 1982, Owens & Ubera-Jiménez 1992) o más raramente terminales (Rudall 1981, Press 1982).
La presencia del ginóforo, definido como el desarrollo del nudo entre el androceo y el gineceo, es una característica de *Mentha* que al parecer, ocurre ocasionalmente en la familia Lamiaceae (Cronquist 1981).

Nectario. La morfología del nectario en *Mentha* es similar a otras especies de Lamiaceae (Fahn 1953, Rudall 1981, Cronquist 1981); sin embargo, en el caso particular de este género, el nectario se desarrolla en su mayor proporción rodeando al ginóforo y abarcando la base del ovario. Esta morfología es concluyente para denominarlo nectario ginofórico, término propuesto por Smets & Cresens (1988). La tinción diferencial utilizada para resaltar al tejido secretor puso en evidencia una coloración homogénea tanto en la epidermis como en el parénquima nectarífero. Estos resultados permiten inferir que ambos tejidos estarían implicados en la elaboración del néctar el que, secretado a los espacios intercelulares, llegaría al exterior a través de los estomas.

Los estomas observados corresponden a estructuras modificadas denominadas nectarostomas (Smets & Cresens 1988). Estas estructuras, similares a los estomas normales, están comunicados con los espacios intercelulares del parénquima nectarífero y permanecen con las células oclusivas abiertas sin poder regular su apertura (Gaffal *et al.* 1998, Davis & Gunnin 1993). Se ubican preferentemente sobre el lóbulo más desarrollado del nectario tal como fuera observado también para *Rosmarinus* L. (Zer & Fahn 1992). La restricta localización de los estomas, en concordancia al labio inferior de la corola, es una adaptación del nectario a la posición horizontal de las flores de muchas Labiadas (Zer & Fahn 1992). Por otro lado, no se observaron variaciones en el tamaño y la forma en los nectarios de las especies estudiadas, sin existir un límite definido entre éstos y el ovario. Situación similar fue reportada por Petanidou *et al*. (2000) para los géneros *Salvia* L. y *Satureja* L.

Siguiendo a Fahn (1979), se trata de un nectario no vascularizado porque la vascularización del gineceo es externa al parénquima nectarífero; es un nectario floral por su posición en un órgano de la flor. Por su función, se lo denomina nectario nupcial (Fahn 1979) o reproductivo (Schmid 1988); estos dos últimos casos se refieren a la participación de esta estructura en la polinización.

Características del fruto. El fruto maduro es una tetranúcula donde cada mericarpo monospermo (núcula) corresponde a la mitad de la hoja carpelar. Las núculas de *Mentha* son pequeñas, menores a 1 mm, tal como fuera reportado por Duletiæ-Lauševiæ & Marin (1999) para algunas otras especies del género. Las variaciones de tamaños observadas dentro

de una misma especie y/o entre ellas, no son significativas para considerar heterocarpia, como ocurre en otros géneros de la subfam. Nepetoideae (Martín-Mosquero *et al*. 2005). Teniendo en cuenta las categorías establecidas por Barthlott (1981) y Barthlott *et al.* (1998) para el arreglo de las células de la epidermis en órganos de dispersión, en las núculas maduras de las especies de *Mentha* estudiadas se han determinado cuatro tipos de microesculturas. Esta variabilidad nos permitió diferenciar a las especies de *Mentha* entre sí, no siendo un carácter determinante para separar las dos secciones a la que pertenecen; así, en la Sect. *Mentha* se observó tanto el tipo reticulado como el estriado. El valor taxonómico de las microesculturas de las núculas al parecer varía según los taxones; permiten diferenciar géneros afines como *Cleonia* L. y *Prunella* L. (Martín-Mosquero *et al*. 2004), mientras que en *Teucrium* L. (Marin *et al*. 1994) las microesculturas son herramientas válidas para diferenciar secciones.

Desde un punto de vista ecológico las microesculturas en las núculas de Lamiaceae están asociadas a su dispersión (Bouman & Meusse 1992, Moon & Hong 2006, Martín-Mosquero *et al.* 2005, Martín-Mosquero *et al.* 2006b). En *Mentha*, las ornamentaciones reticulada y estriada le confieren a las superficies depresiones que acumulan aire, lo que permite la flotación en agua corriente; esta morfología ubicaría a los órganos de dispersión dentro de la nautocoria, como ocurre en *Mentha aquatica* L., según lo reportado por Bouman & Meusse (1992).

Las ceras epicuticulares en las núculas de *Mentha* no han sido objeto de estudios exhaustivos por otros autores hasta el momento; su presencia había sido mencionada solo para *Cleonia* y *Prunella* (Martín-Mosquero *et al*. 2004). Siguiendo la clasificación de Barthlott *et al.* (1998), las ceras epicuticulares de *Mentha* estarían enmarcadas dentro de cuatro tipos de cristaloides, de los cuales los gránulos esféricos y filamentosos se hallan en todas las especies mientras que los cúbicos están restringidos a *M. citrata*, *M.* x *rotundifolia* y *M. spicata*. Dentro de los gránulos esféricos, los foraminados sólo están presentes en la Sect. *Pulegium.* Por otra parte, Barthlott *et al.* (1998) reportó que la distribución y orientación de los cristaloides pueden establecer patrones de importancia taxonómica. En las especies aquí tratadas estos parámetros no pueden ser utilizados para tales fines, ya que los cristaloides se hallan irregularmente distribuidos en toda la superficie del hilo. Debido a su ubicación se podría inferir que estos depósitos ceríceos cumplirían una función protectora de la zona de emergencia radicular.

Ontogenia del fruto e histología. En las núculas maduras se diferencian las tres regiones y los cinco estratos celulares correspondientes a la pared carpelar originaria, que se modificaron sustancialmente debido al aumento del tamaño de las células, al engrosamiento de las paredes celulares y al desarrollo del estrato esclerenquimático, conformando así un pericarpo muy desarrollado, duro y resistente. Similares observaciones fueron hechas por Wagner (1914) y Ryding (1995) para Lamiaceae en general y Duletiæ-Lauševiæ & Marin (1999), para otros representantes de *Mentha* en particular.

En general, núculas grandes poseen pericarpo más grueso (Duletiæ-Lauševiæ & Marin 1999). En el caso especial de *Mentha* con núculas menores a 1 mm, el grosor del pericarpo varía entre 46-66 µm, medidas bastante cercanas a las de otros géneros con núculas mayores como *Calamintha* Mill., *Satureja* y *Prunella* (Duletiæ-Lauševiæ & Marin 1999). Otro carácter constante para Lamiaceae es la proporción del estrato esclerenquimático en relación con el grosor del pericarpo. Así, en las especies de *Mentha* examinadas, los porcentajes del esclerénquima

en comparación al ancho total del pericarpo varían entre 48% a 59%. Estos valores coinciden con las observaciones de Duletiæ-Lauševiæ & Marin (1999) para dicho género y con las de Moon & Hong (2006) para *Lycopus* L.

Con respecto al lumen de las células esclerenquimáticas, tres tipos de formas han sido observadas. Los tipos elíptico-obovado y estrechamente circular ya fueron reportados para la tribu *Mentheae* (Ryding 1995, Moon & Hong 2006), adicionándose una nueva variante, la angostamente elíptica, en *M. pulegium.*

Mixocarpia. De las dos metodologías utilizadas para comprobar la mixocarpia, la inclusión de las núculas maduras en agua destilada resultó ser más sensible debido a una rápida reacción de las células del epicarpo con la consiguiente formación del halo en 24 h, en comparación con los resultados obtenidos en cámaras húmedas en donde tardan alrededor de 72 h. Para clasificar la reacción de mixocarpia de las especies examinadas se tomaron los parámetros propuestos por Duletiæ-Lauševiæ & Marin (1999). Nuestros resultados difieren con lo reportado por estos autores debido a que *M.* x *rotundifolia* presenta una fuerte reacción y *M. spicata* aunque débil, reacciona positivamente. Asimismo, la ausencia de mucílago en *M. spicata* ha sido también informada por Grubert (1974), Ryding (1992a). Estas diferencias ponen de manifiesto la variabilidad mostrada por este género, probablemente relacionada con el hábitat en el que se desarrollan, como ya lo destacó Hedge (1970) y Ryding (1992a) para otros taxones de Lamiaceae.

Desde un punto de vista taxonómico, Ryding (1992a), al estudiar la distribución de la mixocarpia en Lamiaceae, encontró una buena correlación con la clasificación propuesta por Erdtman (1945) y Cantino *et al.* (1992) a nivel de subfamilia. Concluyó que la presencia de mixocarpia en Nepetoideae es una condición que distingue a esta subfamilia de otras Lamiaceae, presentándose en el 70-75 % de los géneros y especies. Ryding (1992b) y Wagstaff *et al.* (1995) reportaron que los órganos de dispersión de la mayoría de los géneros de la tribu *Mentheae* se caracterizan por la producción de mucílago; por su parte, Duletiae-Lauševiaæ & Marin (1999) confirmaron la presencia de mucílago en algunas especies de *Mentha*. Como resultado de nuestras observaciones afirmamos que todas las especies estudiadas reaccionaron positivamente al fenómeno de la mixocarpia, siendo reportada por primera vez en *M. citrata*, *M.* x *piperita* y *M. spicata*.

Desde un punto de vista ecológico, Ryding (1992a) refiriéndose a Nepetoideae, concluyó que las plantas que viven en ambientes húmedos generalmente producen menos o no generan mucílagos. Esta relación no parece concluyente para *Mentha* debido a que especies que viven en ambientes acuáticos y semi-sumergidos como *M. citrata*, *M.* x *piperita* y *M. pulegium*, presentan una fuerte reacción a la mixocarpia, como se informa en este trabajo.

La característica del halo mucilaginoso observado, es decir un halo trasparente y con escasas fibras, difiere con lo reportado para *Acinos* Mill. y *Prunella* cuyo mucílago está fuertemente impregnado en fibras (Duletiæ-Lauševiæ & Marin 1999) y para *Coleus* Lour. con mucílago de matriz densa por la presencia de numerosas placas (Witztum 1978).

Consideraciones fisiológicas aportadas por Wojciechowska (1966) y Grubert (1974) concluyeron que la producción de mucílago favorece la fijación al suelo de las núculas (atelecoria). Por otra parte, Ryding (1992a) postuló que la formación del halo mucilaginoso crea un microclima alrededor de la núcula que podría favorecer la germinación, como pudo comprobarse en *Prunella* (Winn

& Werker 1987) y en *Rosmarinus* (Martín-Mosquero *et al*. 2006b). Estudios previos tendientes a evaluar la estrategia reproductiva de algunas especies de *Mentha* (Bonzani, ined.) demostraron que *M.* x *rotundifolia* con un halo de 0,44-0,5 presentó el mayor porcentaje de germinación (70%) mientras que *M.* x *piperita*, con un halo semejante (0,47-0,52 mm), tuvo un valor germinativo mucho menor (0,7%); por su parte, *M. spicata*, especie que produjo menor cantidad de mucílago (0,09- 0,18 mm), presentó un valor de germinación del 50%. Por lo expuesto, se puede establecer que en el caso especial de estas tres especies de *Mentha*, además de la mixocarpia, existirían otros factores (genéticos o ecológicos), que coadyuvarían para favorecer la germinación.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento al Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET) por poner a nuestra disposición las colecciones del Herbario CORD y el instrumental óptico de última generación y a los revisores anónimos por las valiosas sugerencias realizadas al manuscrito. A la Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Córdoba (SECyT-UNC) por el apoyo económico recibido.

LITERATURA CITADA

ALBURQUERQUE, U.P. & L.H.C. ANDRADE.1998. El género *Ocimum* L. (Lamiaceae) en el nordeste del Brasil. Anales del Jardín Botánico de Madrid 56: 43-64.

ALONSO, J. 1998. *Tratado de Fitomedicina. Bases Clínicas y Farmacológicas.* Isis Ediciones S. R. L. Argentina. 1039 pp.

ALONSO, J. 2004. *Tratado de Fitofármacos y Nutraceúticos*. Editorial Corpus. Argentina. 1359 pp.

BARTHLOTT, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. Nordic Journal of Botany 1: 345-355.

BARTHLOTT, W., C. NEINHUIS, F. CUTLER, I. MEUSEL, I. THEISEN & H. WILHELMI. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. Botanical Journal of the Linnean Society 126: 237-260.

BONZANI, N.E., M. COSTAGUTA & G.E. BARBOZA. 2007. Estudios anatómicos en especies de *Mentha* (Fam. Lamiaceae) de Argentina. Arnaldoa 14: 77-96.

BRUNETON, J. 1991. *Elementos de Fitoquímica y Farmacognosia*. Ed. Acribia, S.A. Zaragoza, 594 pp.

BOUMAN, F. & A.D.J. MEEUSE. 1992. Dispersal in Labiatae. En: R. M. Harley and T. Reynolds (eds.). *Advances in Labiatae Science*: 193-202. Royal Botanic Gardens, Kew.

CANTINO, P.D. & R.M. HARLEY & S.J. WAGSTAFF. 1992. Genera of Labiatae: Status and classification. En: R. M. Harley and T. Reynolds (eds.). *Advances in Labiatae Science*: 511-513. Royal Botanic Gardens, Kew.

CLAUS, E.P. & V.E. TYLER. 1968. *Farmacognosia.* Editorial El Ateneo, Buenos Aires, 533 pp.

CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering pla*nts. Columbia University Press, Nueva York. 1262 pp.

D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. 1986. *Manual de técnicas en histología vegetal.* Ed. Hemisferio Sur. S.A. Buenos Aires, 83 pp.

DAVIS, A.R. & B.E. GUNNING. 1993. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. III. Physiological aspects, including comparison with foliar stomata. Botanica Acta 106: 241-253.

DI FULVIO, E. 1973. Sobre el gineceo de *Allium* y *Nothoscordum*. Kurtziana 7: 241-253.

DULETIAE-LAUŠEVIAÆ, S. & P. MARIN. 1999. Pericarp structure and myxocarpy in selected genera of Nepetoideae (Lamiaceae). Nordic Journal of Botany 19: 435-446.

ERDTMAN, G. 1945. Pollen morphology and plant taxonomy, IV Labiatae, Verbenaceae

and Avicenniaceae. Svensk Botanisk Tidskrift 39: 379-404.

Fahn, A. 1953. The topography of the nectary in the flowers and its phylogenetical trend. Phytomorphology 3: 424-426.

Fahn, A.1979. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, Londres. 302 pp.

Fernández-Alonso, J.L., N. Vega & G. Pérez. 2009. Lectin prospecting in Colombian Labiatae. A systematic-ecological approach – III. Mainly exotic species (cultivated or naturalised). Caldasia 31: 227-245.

Gaffal, K.P., W. Haimler & S. El-Gammal. 1998. The floral nectary of *Digitalis purpurea* L., structure and nectar secretion. Annals of Botany 81: 251-262.

Gesterberger, P. & P. Leins. 1978. Rasterele ktronenmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 91: 381-387.

Gobert, V. S. Moya, M. Colson & P. Taberlet. 2002. Hybridization in the section *Mentha* (Lamiaceae) inferred from AFLP markers. American Journal of Botany 89: 2017-2023.

Grubert, M. 1974. Studies on the distribution of myxospermy among seeds and fruits of Angiospermae and its ecological importance. Acta Biológica Venezolana 8: 315-352.

Harley, R.M. 1972. Notes on the *Mentha* (Labiatae). Botanical Journal of the Linnean Society 65: 250-253.

Harley, R.M. & C.A. Brighton. 1977. Chromosome number in the genus *Mentha* L. Botanical Journal of the Linnean Society 4: 71-96.

Johansen, D.A. 1940. *Plant Microtechnique.* Ed. Mc. Graw-Hill Book Co., Nueva York. 523 pp.

Hedge, I.C. 1970. Observations on the mucilage of *Salvia* fruits. Notes from the Royal Botanic Gardens Edinburgh 30: 79-95.

Huck, R.B. 1992. Overview of pollination biology in the Lamiaceae. En R. M. Harley and T. Reynolds (eds.). *Advances in Labiatae Science*: 167-181. Royal Botanic Gardens, Kew.

Lawrence, B. 2006. *Mint. The genus Mentha*. B. M. Lawrence (ed.). Medicinal and aromatic plants- industrial profiles. CRC Press, Boca Ratón. 556 pp.

Mabberley, D. 1997. *The Plant Book*. University Press, Cambridge. 858 pp.

Marin, P., B. Petrović & S. Duletić. 1994. Nutlet sculpturing of selected *Teucrium* species (Lamiaceae): a character of taxonomic significance. Plant Systematics and Evolution 192: 199–214.

Martins, M.B. 2002. Estudio de microscopía óptica e de microscopía electrônica de varredura en folhas de *Mentha spicata* e de *Mentha suaveolens* (Lamiaceae). Bragantia 6: 205-218.

Martins, M.B.& A.R. Martins. 2003. Caracteriza¢ão histológica de folhas de *Mentha pulegium x spicata* (Lamiaceae). Revista Brasileira de Plantas Medicinais 5: 33-39.

Martín-Mosquero, M., R. Juan & J. Pastor. 2004. Observaciones morfológicas y anatómicas en núculas de *Prunella* L. y *Cleonia* L. (Lamiaceae) del suroeste de España. Acta Botánica Malacitana 29: 203-214.

Martín-Mosquero, M., R. Juan & J. Pastor. 2005. Observaciones morfológicas y anatómicas en núculas de *Ballota* (Lamiaceae) en el suroeste de España. Lazaroa 26: 35-40.

Martín-Mosquero, M., R. Juan & J. Pastor. 2006a. Estudio de las núculas de *Satureja* (Lamiaceae) en el suroeste de España. Lazaroa 27: 13-20.

Martín-Mosquero, M., J. Pastor & R. Juan. 2006b. Observaciones morfológicas y anatómicas en núculas de *Rosmarinus* L. (Lamiaceae) en el suroeste de España. Lagascalia 26: 111-117.

Muñoz-Centeno, L., M. Alonso-Beato & M. Santos-Bobillo. 1998. Plantas medicinales españolas. *Mentha pulegium* L. (Labiatae). (Poleo, poleo-menta). Studia Botanica 17: 97-107.

Moon, H.K. & S.P. Hong. 2006. Nutlet morphology and anatomy of the genus *Lycopus* (Lamiaceae: Mentheae). Journal of Plant Research 119: 633-644.

Nepi, M. 2007. Nectary structure and ultrastructure. En S. Nicolson, M. Nepi & E. Pacini (eds.). *Nectaries and nectar* 3: 129-166. Springe.

Owens, S.J. & J.L. Ubera-Jiménez. 1992. Breeding systems in Labiatae. En R. M. Harley and T. Reynolds (eds.). *Advances in Labiatae Science*, pp. 257-280. Royal Botanic Gardens, Kew.

Pérez, A.N. & D.H. Tomasi. 2002. Tinción con azul brillante de cresilo en secciones vegetales con parafina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 37: 211-215.

Press, J. R. 1982. Taxonomic studies in the Labiatae tribe Pogostemoneae. Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany 10(1): 1-89.

Petanidou, T., V. Goethals & E. Smets. 2000. Nectary structure of Labiatae in relation to their nectar secretion and characteristics in a Mediterranean shrub community. Does flowering time matter? Plant Systematics and Evolution 225: 103-118.

Rudall, P. 1981. Flower anatomy of the subtribe *Hyptidinae* (Labiatae). Botanical Journal of the Linnean Society 83: 251-262.

Ryding, O. 1992a. The distribution and evolution of myxocarpy in Lamiaceae. En R. M. Harley and T. Reynolds (eds.). *Advances in Labiatae Science*, pp. 85-96. Royal Botanic Gardens, Kew.

Ryding, O. 1992b. Pericarp structure and phylogeny within Lamiaceae subfamily Nepetoideae tribe Ocimeae. Nordic Journal of Botany 12: 273-298.

Ryding, O. 1993. Pericarp structure and systematic positions of five genera of Lamiaceae subg. Nepetoideae tribe Ocimeae. Nordic Journal of Botany 13: 631-635.

Ryding, O. 1995. Pericarp structure and phylogeny of the Lamiaceae-Verbenaceae complex. Plant Systematics and Evolution 198: 101-149.

Ryding, O. 2001. Myxocarpy in the Nepetoideae (Lamiaceae) with notes on myxodiaspory in general. Systematics and Geography of Plants 71: 503-514.

Ryding, O. 2008. Pericarp structure and phylogeny within Lamiaceae subfamily Nepetoideae tribu Ocimeae. Nordic Journal of Botany 12: 273-298.

Salmaki, Y., S. Zarre & Z. Jamzad. 2008. Nutlet micromorphology and its systematic implication in *Stachys* L. (Lamiaceae) in Iran. Feddes Repertorium 119: 607-621.

Schmid, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries. Historical perspective and terminological recomendation. Botanical Review 54: 179-232.

Smets, E.F. & E.M. Cresens. 1988. Types of floral nectaries and the concept of "character" and "character state"- a reconsideration. Acta Botanica Neerlandica 37: 121-128.

Wagner, S. 1914. Contribution à l'étude anatomique du fruit des Labiées. Mem Doc. (ined.) Université de Paris.

Wagstaff, S.J., R.G. Olmstead & P.D. Cantino. 1995. Parsimony analysis of cpDNA restriction site variation in subfamily Nepetoideae (Labiatae). American Journal of Botany 82: 886-892.

Winn, A.A. &. P.A. Werker. 1987. Regulation of seed yield within and among population of *Prunella vulgaris*. Ecology 68: 1224-1233.

Witztum, A. 1978. Mucilaginous plate cells in the nutlet epidermis of *Coleus blumei* Benth. (Labiatae). Botanical Gazette 139: 430-435.

Wojciechowska, B. 1966. Morphology and anatomy of fruit and seeds in the family Labiatae with particular respect to medicinal species. Monographiae Botanicae 21: 3-244.

Zer, H. & A. Fahn. 1992. Floral nectaries of *Rosmarinus officinalis* L. structure, ultrastructure and nectar secretion. Annals of Botany 70: 391-397.

Recibido: 18/02/2011
Aceptado: 31/08/2011